昆虫种间表观竞争研究进展

成新跃，徐汝梅
（北京师范大学，生物多样性与生态工程教育部重点实验室，北京　100875）

摘要：表观竞争是资源竞争以外的一种新型的种间关系，是指由共同享有的自然天敌中介的、物种之间在种群数量上表现出明显负效应的现象。物种之间的表观竞争被认为和资源竞争具有同等的重要性，尤其是对植食性昆虫来说更为重要。近十年来关于昆虫表观竞争的理论和实验研究进展迅速，已成为昆虫生态学研究中的一个新的生长点。本文从表观竞争的定义、实验研究实例、理论模型、作用机制及共存机制等方面，对近些年来关于昆虫表观竞争研究的进展进行了概括和总结，并对表观竞争理论在害虫防治中的应用前景进行了展望。

关键词：昆虫；种间关系；表观竞争；生物防治
中图分类号：Q968；Q433　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296（2003）02-0237-07

Perspectives on apparent competition in insects

CHENG Xin-Yue，XU Ru-Mei（Ministry of Education Key Laboratory of Biodiversity Science and Ecological Engineering，Beijing Normal University，Beijing　100875，China）

Abstract：Apparent competition is a new type of indirect interaction between species that is different from resource-mediated competition. It is a phenomenon in which two species that share a natural enemy negatively affect each other's abundance. It is now known that apparent competition is as important as resource-mediated competition，especially for phytophagous insects. There has been great progress in theoretical and experimental aspects of apparent competition over the last 10 years. This paper reviews recent studies on different aspects of apparent competition in insects，including the underlying concepts，experiments，theoretical models，mechanisms of interaction and coexistence etc. The application of apparent competition in pest control is discussed.

Key words：insect；species interaction；apparent competition；biological control.

1　概念的提出

在生态系统中，种间相互关系除直接的相互作用外，还可通过第三者的中介作用而产生间接的相互影响。其中，同一营养级的两个或两个以上的物种，在具有不同食物资源的情况下（即物种之间不存在资源竞争），可通过共同享有的自然天敌（捕食者、寄生蜂或蝇、病原菌）的中介作用，彼此相互影响种群的生长速率。当这种相互影响在种群数量上表现出明显的负效应时，即由于一种猎物种群数量的增加，引起共有天敌种群数量的增加，从而加重天敌对另一种猎物的控制作用，导致后者平衡密度（equilibrium abundance）的下降，这种现象，称之为表观竞争（apparent competition，又译作似然竞争）（Holt，1977；Abrams，1987；Holt and Kotler，1987；Holt and Lawton，1993；Chaneton and Bonsall，2000）。表观竞争概念，最初是由 Holt（1977）提出，指在捕食者-猎物系统中，当有两种猎物可被同一种捕食者捕食时，由于捕食者种群密度随猎物种群密度的增加而增加，导致猎物之间在种群数量上表现出明显的负效应。随后，在寄生蜂-寄主及病原菌-寄主系统中，均发现寄主之间存在有类似的现象，因而表观竞争的概念被扩大。表观竞争这个概念被提出以后，引起了生态学家对种间关系的重新认识，人们开始着手寻找、观察和研究物种间的表观竞争现象。

表观竞争按照其作用时间的长短，可分为短期表观竞争和长期表观竞争。短期表观竞争是指由于

基金项目：国家重点基础研究规划项目（G2000046803）；国家自然科学基金重大项目（39893360）；教育部科学技术重点项目（272007）；国家自然科学基金项目（30070099，30270241）
作者简介：成新跃，女，1964 年 12 月生，湖南人，博士，副教授，主要从事昆虫生态学与系统学研究，E-mail：chengxy@bnu.edu.cn
收稿日期 Received：2002-04-25；接受日期 Accepted：2003-02-10

天敌的快速聚集行为反应（即天敌迅速聚集在含有两种猎物的高密度的生境斑块中），或者是由于一种猎物的存在或数量增加，导致天敌对另一种猎物的捕食或寄生加重。短期表观竞争是在短时间发生的，两个种相互作用的数量反应仅发生在一个世代中（Holt and Kotler，1987；Settle and Wilson，1990；Holt *et al*.，1994；Müller and Godfray，1997）。长期表观竞争是指两个种相互作用的数量反应发生在多个世代中，包括天敌因猎物种群密度增加而引起的繁殖反应，以及由天敌导致的猎物种群数量的变化和繁殖反应，最后，系统达到一种稳定平衡状态，即天敌和一个猎物种群达到动态平衡（Holt *et al*.，1994；Bonsall and Hassell，1997，1998；Morris *et al*.，2001）。

表观竞争现象在昆虫中普遍存在，尤其是在植食性昆虫中，由于资源竞争并不很突出，因此，通过天敌产生的表观竞争就很可能是影响物种种群丰富度和物种共存的主要原因（Holt and Lawton，1993）。研究表明，表观竞争对生态系统中昆虫的群落结构及生物多样性起着重要的作用（Hudson and Grenman，1998；Chaneton and Bonsall，2000；van Nouhuys and Hanski，2000）。近些年来，关于表观竞争研究发展迅速，从理论模型的建立、实验验证、到作用机理的探讨，都有长足的进展，此领域已成为昆虫生态学研究中的最显著的生长点之一。本文试图对近些年来有关昆虫表观竞争的理论和实验研究的进展及动态作概括性总结。

2 实验研究实例

表观竞争的实验研究方法有：野外自然系统种群调查、田间控制系统种群研究、室外人工系统种群研究及室内实验种群研究。实验研究是理论研究的前提和基础，通过实验研究可以对表观竞争现象进行观察，对产生这种现象的原因和机理进行探讨，对建立的理论模型进行检验。

2.1 寄生蜂中介的表观竞争

在昆虫的表观竞争研究中，由于寄生蜂具有明显的数量反应，能很好地限制寄主种群的大小，所以，寄主-寄生蜂系统可能特别适合于进行表观竞争的实验研究，尤其是适合于对长期表观竞争现象的研究（Holt and Lawton，1993；Hudson and Greenman，1998）。

在以寄生蜂中介的表观竞争实验研究中，Settle 和 Wilson（1990）首次通过田间实验证明寄生蜂中介的表观竞争效应在外来种入侵中的重要性。在美国加洲的 San Joaquin Valley，本地的西部葡萄斑叶蝉 *Erythroneura elegantula* 被一种多食性的卵寄生蜂 *Anagrus epos* 寄生，1980 年，外来的杂色斑叶蝉 *E*. *variabilis* 入侵本地，导致本地的西部葡萄斑叶蝉的种群数量显著下降。研究发现其主要原因并不是由于资源竞争产生的，而是由于两者共同享有的同种本地寄生蜂 *Anagrus epos* 的作用。由于西部葡萄斑叶蝉比杂色斑叶蝉更易受寄生蜂的寄生，所以寄生蜂促进了外来种的入侵。首先，寄生蜂将本地的西部葡萄斑叶蝉的种群密度减少到较低水平，这样允许外来种杂色斑叶蝉的入侵，当杂色斑叶蝉的种群数量增加至一定程度，成为优势种时，寄生蜂的种群数量也随之增加，从而加重了寄生蜂对本地的西部葡萄斑叶蝉的寄生。此研究证明表观竞争对生物入侵具有重要的作用。Hambaeck 和 Bjoerkman（2002）通过对杂色斑叶蝉和葡萄斑叶蝉相互作用的分析及寄生蜂作用的评估，也得出了同样的结论，即葡萄斑叶蝉被杂色斑叶蝉替代是由于共同享有的寄生蜂作用的结果。另一个证明表观竞争效应的很好的例子是 Bonsall 和 Hassell（1997，1998）对鳞翅目幼虫的实验种群研究。实验采用两种鳞翅目幼虫—印度谷螟 *Plodia interpunctella* 和地中海粉斑螟 *Ephestia kuehniella* 及一种姬蜂 *Venturia canescens* 为材料，当系统中只有一种寄主和寄生蜂共存时，种群处于稳定的平衡状态，但当有两种寄主同时和寄生蜂共存时，则寄主-寄生蜂系统处于不稳定的状态，种群振荡幅度很大，最后，一个种迅速从系统中消失，而另一个种则和寄生蜂达到动态平衡。其原因是当系统中有两种寄主同时和寄生蜂存在时，寄生蜂对内禀生长力较小的地中海粉斑螟的作用大，最后导致这一个种的消亡。

目前，对表观竞争的研究不只是在简单的寄主-寄生蜂系统中进行，而是从多个营养级的食物网角度来观察和研究这种现象。Van Nouhuys 和 Hanski（2000）通过对蝴蝶-寄生蜂-重寄生蜂系统的研究，发现在初级寄生蜂之间存在着由重寄生蜂中介的表观竞争。实验以寄生庆网蛱蝶 *Melitaea cinxia* 的一种茧蜂 *Cotesia melitaearum* 和一种无翅的重寄生姬蜂 *Gelis agilis* 为研究对象，当在系统中放入另一种能被这种重寄生姬蜂寄生的初级寄生茧蜂 *Cotesia glomeratus* 时，发现原初级寄生蜂幼虫受重寄生蜂寄生的比率加大，第二年原初级寄生蜂的种群数

量明显下降。实验结果表明，当系统中存在第二种初级寄生蜂时，原初级寄生蜂会受到更为严重的重寄生。其原因是由于当有替代寄主（alternative host）存在时，增加了重寄生蜂的密度，从而导致目标种（focal species）的寄生率增加。但是，多个营养级的表观竞争现象有时却很难通过实验检测到，如 Morris 等（2001）试图通过田间实验，检测蚜虫-寄生蜂-重寄生蜂系统中由重寄生蜂中介的初级寄生蜂之间的表观竞争。但实验研究结果却显示，在初级寄生蜂之间没有明显的表观竞争现象。究其原因，主要是由于进行田间实验，需要同时控制多个营养级，操作起来具有一定的难度，特别是在需要进行不同的处理，以及在需要具有足够大的空间进行实验的情况下更是如此。由于寄生蜂对寄主的密度依赖数量反应是在大空间范围内发生的，所以，对于短期表观竞争的观察需要在一定的空间范围内进行，空间范围的大小取决于化学信息素（semiochemicals）能提供有效信息的范围。对于长期表观竞争的研究，由于包括天敌的种群数量反应，因此就需要在更大的范围内进行。研究表明，表观竞争效应难以通过实验检测，其真正问题是难以将实验负效应与复杂实验设计有关的操作问题区分开来。

2.2 捕食者中介的表观竞争

捕食者的数量反应可以表现在短期的行为反应（如捕食者在异质环境的特定斑块中聚集）或者长期的种群数量统计学反应（由于猎物种群数量的增加，导致捕食者出生率增加，死亡率降低等）。一般来说，多食性的捕食者对某一专门的猎物通常表现出较弱的数量反应。由于捕食者的身体常常较它们的猎物大很多，相应的世代时间长，意味着在控制猎物动态的时间范围内，捕食者的数量变化相对较小。所以，捕食者对猎物的数量改变表现出较慢的统计学反应。因此，在捕食者-猎物系统中，长期的种群数量反应不一定能通过实验观察到。对于由捕食者中介的猎物之间的表观竞争研究，通常采用观察捕食者的短期行为反应的方法。在一定斑块内，由于猎物密度的增加，捕食者可能表现出一个聚集的数量反应，这个局部数量反应的发生相对于捕食者的世代长度来说是很迅速的，这时就产生了短期的表观竞争效应（Holt and Kotler，1987）。在目前所进行的研究中，大多是以蚜虫为对象。在日本栗树上的两种蚜虫——栗大蚜 *Lachnus tropicalis* 和栗角斑蚜 *Myzocallis kuricola* 同受普通黑蚁 *Lasius niger* 的捕食，当栗大蚜的种群密度增加时，则加大了普通黑蚁对栗角斑蚜的捕食压力，使后者的种群密度下降。而栗角斑蚜对普通黑蚁及栗大蚜的种群影响却很少。这两种蚜虫之间通过蚂蚁的捕食活动产生一种不对称的相互负作用（Sakata，1995）。另有田间实验证明，在蚜虫-捕食性甲虫系统中，取食不同寄主植物的蚜虫，因享有同样的捕食性天敌而产生表观竞争。Evans 和 England（1996）在调查苜宿田中瓢甲和寄生蜂对昆虫群落结构的影响时发现，当豌豆蚜 *Acyrthodiphon pisum* 存在时，增加了瓢甲对苜宿叶象甲 *Hypera postica* 的捕食率，有时也增加了寄生蜂对后者的寄生。其原因是由于豌豆蚜促进了瓢甲的聚集，从而加大了瓢甲对苜宿叶象甲的捕食压力。然而，这两种猎物之间的相互作用是不对称的，苜宿叶象甲的存在却并不影响瓢甲-蚜虫相互作用的强度。Ringel 和 Godfray（1999）的研究也得出类似的结论，当附近存在豌豆蚜种群时，因增加了捕食性瓢甲的聚集，从而使大巢菜蚜 *Aphis craccae* 的生长速率下降，而大巢菜蚜对豌豆蚜的种群数量却无影响。Müller 和 Godfray（1997）的实验研究表明，一种蚜虫——荨麻蚜 *Microlophium carnosum* 的种群密度，受邻近草地上的另一种蚜虫——草地蚜 *Rhipalosiphon padi* 密度的影响。荨麻蚜在与高密度的草地蚜斑块相连的植株上，其种群密度比在与较低密度的草地蚜斑块相邻的植株上的种群密度要更早更快地下降。其原因是由于草地蚜起到作为捕食性天敌资源的作用，使捕食性甲虫聚集在高密度的草地蚜斑块中，因而对邻近的荨麻蚜斑块产生溢出效应“spill-over”。另有研究报道（Müller *et al*.，1999），在实验场地有些蚜虫种群不能定殖的原因，就是由于蚜虫的一些共有捕食性天敌的作用，阻止了外来种的侵入，维持着本地的群落结构。可见，表观竞争既可促进也可阻止物种的侵入，对生物群落的构建有很大的影响作用。此外，Settle 等（1996）也报导了在水稻田中，由于早期高密度的昆虫促进了捕食者种群密度的提高，从而导致水稻后期叶蝉种群密度的下降。

2.3 病原寄生物中介的表观竞争

由病原菌中介的表观竞争是指两个寄主受同一种病原菌的侵染，当两个寄主独立感染病原菌时，呈现明显的正密度调控，但当两个寄主同时感染病原菌时，而且当侵染的病害是调控种群大小惟一的因子时，一个寄主能通过侵染的病害将另一寄主排除（Holt and Pickering，1985）。目前在昆虫中对由

病原菌中介的表观竞争研究报道很少。但有一个经典的实验是说明由病原菌中介的表观竞争的很好例子。Park（1948）以两种拟谷盗——杂拟谷盗 *Tribolium confusum* 和赤拟谷盗 *T. castaneum* 及它们共同的病原寄生物——一种孢子虫 *Adelina tribolii* 为材料，研究了两种甲虫的种间关系。混合饲养这两种甲虫，当没有病原寄生物存在时，杂拟谷盗总是优势种，但当有病原寄生物存在时，则赤拟谷盗成为优势种。其原因是由于孢子虫对优势竞争者的致病力强，当两个竞争者同时存在时，病原菌就减少了优势种的竞争力，结果使竞争较弱的种能维持下来（Hudson and Greenman，1998）。但在 Pope 等（2002）的研究中，试图通过田间和室内研究检测不同寄主植物上的两种蚜虫（豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 和荨麻蚜 *Microlophium carnosum*）之间存在有由共同易感的病原真菌 *Erynia neoaphidis* 中介的表观竞争，但实验结果表明这两种蚜虫之间没有很强烈的这种相互作用。

3 理论研究进展

3.1 理论模型

关于昆虫种间表观竞争的理论模型主要有：Holt（1977，1984）和 Abrams（1987，1998）基于捕食者-猎物系统的数学模型；Holt 和 Kotler（1987）提出的短期表观竞争中捕食者搜寻模型和搜寻理论；Klopfer（2001）建立的在猎物-捕食者系统中种群动态数量反应的经验空间模型（CA-模型）；Wilson 等（1996）基于寄主-寄生蜂系统建立的多物种种群动态模型；Bonsall 和 Hassell（2000）构建的匹配图格子模型（Coupled-map lattice model）；Abrams 和 Kawecki（1999）基于寄生蜂-寄主系统提出的对称模型（一个修正的 Nicholson-Bailey 模型）等等；Holt 和 Lawton（1993）及 Holt 等（1994）基于寄生蜂-寄主及捕食者-猎物系统提出的理论模型及 P^* 法则（P^* rule，与 R^* rule 相对应，是指在表观竞争中获胜的猎物种能维持一个较高的捕食者密度；R^* rule 是指在资源竞争中获胜的物种更能较其它竞争者将资源抑制到更低的水平）。基于病原菌-寄主系统的模型研究较少，主要是 Holt 和 Pickering（1985）提出的易感-侵染模型（S-I 模型）和 Greenman 和 Hudson（1999）提出的分歧理论（Bifurcation Theory）。

这些理论模型采用不同的方法、从不同的角度和层次，对自然天敌中介的昆虫种间的表观竞争现象进行了描述，对竞争物种之间的种群动态进行了预测，提出了物种侵入、排除及共存的条件，并对表观竞争可能产生的机制进行了探讨。

3.2 作用机理

由于表观竞争是通过提高自然天敌的平衡密度或改变自然天敌的搜索行为，导致猎物之间相互产生负作用。这种负作用的最终结果，从理论上讲，必然导致一个种被另一个种排除，最终由最具繁殖力的猎物与天敌达到种群动态平衡，获胜的猎物种群维持较高的天敌种群密度。

表观竞争产生的原因是由于两个猎物种具有不同的内禀生长力。内禀生长力较高的种能维持一个高密度的天敌种群，从而导致天敌对内禀生长力较低的种的捕食压力加重。

在表观竞争中取胜的优势种可能具有如下生物学特性：（1）受到每个天敌的平均攻击率较低，这是由于：具有更隐蔽的场所，在空间和时间上与天敌有较少的重叠，能产生较好的逃避策略或形态学防御机制，具有较低的营养质量和不被天敌偏爱从而被天敌忽视等等；（2）具有较高的内禀生长力 r_m，这是由于：可利用的资源更多，生理上对非生物因子有更好的适应，故具有较高的繁殖力或较快的生长速率，或者能更好地抵挡非密度依赖致死因子对 r_m 的减少；（3）具有更为异质的种群结构，这样能使单个猎物和天敌之间相互作用稳定，从而增加天敌的密度，加重对较同质的替代猎物的攻击（Holt and Lawton，1993）。

病原菌中介的表观竞争优胜种在未被侵染时具有较快的生长速率，对侵染的敏感性较低，或对病害有一个较高的耐受性。后者表现在快速恢复、低的死亡率或较高的繁殖率等方面。

捕食性天敌中介的表观竞争，短期是通过捕食者的功能反应表现的。常见的两个行为是：捕食者的聚集行为反应（即捕食者在混合斑块中的数量聚集）和捕食者在一定斑块范围内对取食偏爱的改变。其产生的机制是由空间效应控制。单个捕食者在斑块中对一种猎物的搜索功能反应可受斑块中第二种猎物密度的影响（如捕食者花费在第一种猎物上的时间，就相当于减少了捕食者在第二种猎物上可利用的时间）；第二种猎物的存在，可以改变捕食者在某一斑块中聚集或停留的嗜好。由于替代猎物的存在，使捕食者在斑块中停留的时间更长，这样增加了某些猎物种被捕食的时间，因此，聚集数

量反应就导致猎物之间产生（–，–）的相互作用（Holt and Kotler，1987；Chaneton and Bonsall，2000）。

由寄生蜂中介的长期表观竞争产生的机制是寄生蜂的动态单食性（dynamic monophage），即单个寄主与一个潜在的多食性寄生蜂达到种群动态持续平衡（Bonsall and Hassell，1998）。动态单食性的概念由 Holt 和 Lawton（1993）提出，它不同于生物学的单食性，是指一个多食性的寄生蜂由于本身的行为而导致对替代寄主的不能利用。如果在比单个寄生蜂一生所搜寻的范围和所利用的微生境要大的某些空间范围内有可利用的替代寄主，那些寄主可能不被典型地发现在寄生蜂的寄主范围内，因为当它们试图侵入局域群落时已被寄生排除。动态单食性寄生蜂通过排除一种或多种寄主而减少局域群落中寄主的丰富度，最后与单个寄主持续达到平衡。这样，被寄生蜂从局域群落排除的寄主，从逻辑上看，似乎是由替代寄主之间的间接相互作用产生的。而且，居留的寄主必须有一个或多个适应性特征，能在维持寄生蜂种群的同时，允许本身的持续，反过来也意味着它能成功地占有无天敌空间的角落。

3.3　共存机制

理论研究表明，当种群动态的唯一调控因子是共有的自然天敌时，替代猎物之间共存是很难的。但在自然界中，共存的物种却常常共有自然天敌，即竞争物种共存的现象普遍存在。这需要有一种机制，来促使具有低繁殖力的寄主能在种群数量稀少时数量增加。

根据竞争排除法则，在同一生境中的两个竞争种，如果生态位上完全重叠，则两个种不能稳定共存。如果稳定共存于同一生境中，则必然存在有生态位的分化。

根据对寄主-寄生蜂系统的研究证明，允许寄主共存的机制可能有（Holt and Lawton，1993；Abrams，1998；Hastings and Godfray，1999）：（1）供体控制系统（donor-controlled system）：事实上，多食性的寄生蜂也可能不是寄主种群动态的主要调控因子，这就是说，它们可能不以（滞后的）密度依赖方式降低寄主的数量。在没有密度依赖反应时，多食性寄生蜂将不会驱动寄生蜂-寄主系统进行动态单食性，因此就缓和了寄主共存的一个抑制因素。尽管如此，这些多食性寄生蜂仍可以防止一些非本地的寄主种侵入本地群落。（2）优势寄主的资源限制：表观竞争是由寄生蜂种群密度导致的，而寄生蜂的种群密度是由一个优势寄主维持。由于优势寄主受到资源的限制，会减少寄生蜂的平均数量，因此缓和了优势寄主与其它寄主种之间的表观竞争。(3)寄主转换(Host switching)(Abrams，1998)：不同的食物具有不同的空间分布。如果天敌偏爱攻击数量丰富的寄主（即哪种寄主数量多就攻击哪种），通过适当调节搜寻行为，使用不同的搜寻技术，可发现最有效的寄主，这样对数量稀少的寄主有利，可防止寄主被排除。因此，天敌对寄主的交替使用，将有利于促进寄主的共存。（4）空间庇护所（spatial refuges）：如果每个寄主种有自己的逃避寄生的庇护所，将能够维持替换寄主的共存。（5）时间庇护（temporal refuges）：另一类庇护是通过时间逃避寄生，如滞育。(6)区域共存(regional coexistence)：如果在整个区域中存在空间异质性，特定寄主可能在某一群落中竞争处于优势，而在另一群落中则处于劣势，不同的寄主种在不同的群落中成为优势种，人们就可以观察到区域共存。（7）在斑块化环境中，空间异质效应能够允许多个物种共存于同一群落内，因此，时空斑块环境条件是物种得以共存的主要原因。

在病原菌中介的表观竞争中，影响寄主共存的因素有：每个寄主的内禀增长力，受侵染的种群的出生率、死亡率和恢复速率，种内和种间侵染的类型（Holt and Pickering，1985）。

4　问题与展望

虽然昆虫中表观竞争现象普遍存在，而且也越来受到重视，但从目前研究状况来看，仍处于研究的初级阶段。一是实验研究的对象并不多，而且有的表观竞争现象很难通过实验检测到，实验设计对表观竞争的研究结果有很大的影响，Chaneton 和 Bonsall（2000）提出了在表观竞争研究中进行实验设计和操作时应注意的事项。二是虽然目前有不少关于表观竞争的理论模型，但每个模型都有它的适用范围，至目前为止，尚未有一个通用的理论模型，尤其是对多个猎物-天敌系统，很少有适合的理论模型。三是有关表观竞争导致物种侵入、排除和共存的机制还尚未完全弄清楚。所以，这方面的研究有待深入进行。尤其是在国内，在表观竞争方面尚未见有研究报导。

研究昆虫的表观竞争，不仅具有一定的理论意义，而且也具有一定的实践意义。在生物多样性方

面，表观竞争和资源竞争共同决定某一特定群落的结构，对该区域内的生物多样性起着重要的作用。由于表观竞争可导致猎物种的排除，一方面，通过表观竞争，在一定程度上可防止外来种对本地群落的侵入，从而限制共存种的数量（Lawton and Hassell，1981）。另一方面，如果入侵种具有比本地种大的内禀生长力，表观竞争又能促进外来种的侵入（Settle and Wilson，1990）。然而，在某些环境条件下，表观竞争又能促进具有强烈竞争的寄主种之间的共存，能决定替代猎物在不同范围内的丰富度和空间分布，从而控制生态位的分离（Holt，1984；Holt and Lawton，1993；Holt *et al*.，1994）。在害虫的防治中，可根据表观竞争的原理来进行害虫防治。由于一种猎物能作为自然天敌到达另一种猎物的时空走廊（spatio-temporal corridor），从而导致后一种猎物数量的减少（数量表观竞争 quantitative apparent competition）或消亡（质量表观竞争 qualitative apparent competition），所以，在生物防治时，加入高出生率的非目标种，作为捕食性天敌的额外资源，能促进天敌对害虫的控制。一般在没有非目标猎物时，捕食者难以控制害虫，一旦捕食者达到高密度，则迅速消耗附近的害虫，然后捕食者在该区域的密度也随之迅速下降。随后，低密度的捕食者允许少数逃脱的害虫密度增加。但当有非目标猎物存在时，这种逃脱机制就不起作用，因为非目标猎物为捕食者到达所有害虫提供了一个走廊。当捕食者种群随高密度害虫数量在区域内迅速增加，然后又随着害虫的消亡而迅速下降时，一些捕食者与一些剩余的非目标猎物维持着低密度种群，这样允许捕食者消灭少数剩余的害虫而在这个区域内没有灭绝（Klopfer，2001）。因此，当在系统中加入一个内禀生长率较靶目标更高的寄主时，生物防治将更有成效。而且，当天敌对它的猎物密度表现出很强的数量反应时，表观竞争的效应将增加（Hodson and Greenman，1998）。例如，在蚜虫的防治中，如果其它植物特别是一些非栽培植物种植在农作物的周围，取食它们的一些其它蚜虫可作为替代猎物，从而提高自然天敌对农作物上主要蚜虫的控制效果（Müller and Godfray，1997）。

参 考 文 献 （References）

Abrams P A，1987. On classifying interaction between populations. *Oecologia*，73：272 – 281.

Abrams P A，1998. High competition with low simiarity and low competition with high similarity：exploitative and apparent competition in comsumer-resource systems. *Am*. *Nat*.，152（1）：114 – 128.

Abrams P A，Holt R D，Roth J D，1998. Apparent competition or apparent mutualism? Shared predation when populations cycle. *Ecology*，79（1）：201 – 212.

Abrams P A，Kawecki T J，1999. Adaptive host preference and the dynamics of host-parasitoid interactions. *Theor*. *Pop*. *Biol*.，56：307 – 324.

Bonsall M B，Hassell M P，1997. Apparent competition structures ecological assemblages. *Nature*，388：371 – 373.

Bonsall M B，Hassell M P，1998. Population dynamics of apparent competition in a host-parasioid assemblage. *Journ*. *Am*. *Ecol*.，67：918 – 929.

Bonsall M B，Hassell M P，1999. Parasitoid-mediated effects：apparent competition and the persistence of host-parasitoid assemblages. *Res*. *Pop*. *Ecol*.，41（1）：59 – 68.

Bonsall M B，Hassell M P，2000. The effects of metapopulation structure on indirect interactions in host-parasitoid assemblages. *Proc*. *Roy*. *Soc*. *Lond*.（Ser. B），267（1 458）：2 207 – 2 212.

Chaneton E J，Bonsall M B，2000. Enemy-mediated apparent competition：empirical patterns and the evidence. *Oikos*，88（2）：380 – 394.

Evans E W，England S，1996. Indirect interactions in biological control of insects：pests and natural enemies in alfalfa. *Ecol*. *Appl*.，6：920 – 930.

Greenman J V，Hudson P J，1999. Host exclusion and coexistence in apparent and direct competition：an application of bifurcation theory. *Theor*. *Pop*. *Biol*.，56：48 – 64.

Hastings A，Godfray H C J，1999. Learning，host fidelity，and the stability of host-parasitoid communities. *Am*. *Nat*.，153（3）：295 – 301.

Hambaeck P A，Bjoerkman C，2002. Estimating the consequences of apparent competition：A method for host-parasitoid interactions. *Ecology*，83（6）：1 591 – 1 596.

Holt R D，1977. Predation，apparent competition，and structure of prey communities. *Theor*. *Pop*. *Biol*.，12：197 – 229.

Holt R D，1984. Spatial heterogeneity，indirect interactions，and the coexistence of prey species. *Am*. *Nat*.，124：377 – 406.

Holt R D，Grover J，Tilman D，1994. Simple rules for inter-specific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *Am*. *Nat*.，144（5）：741 – 771.

Holt R D，Lawton J H，1993. Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities. *Am*. *Nat*.，142（4）：623 – 645.

Holt R D，Pickering J，1985. Infectious disease and species coexistence：a model of Lotka-Volterra form. *Am*. *Nat*.，126（2）：196 – 211.

Holt R D，Kotler B P，1987. Short-term apparent competition. *Am*. *Nat*.，130（3）：412 – 430.

Hudson P，Greenman J，1998. Competition mediated by parasites：biological and theoretical progress. *TREE*，13（10）：387 – 390.

Klopfer，2001. http://psoup.math.wisc.deu/extras/apparent/pag1.html.

Lawton J H，Hassell M P，1981. Asymmetrical competition in insects. *Nature*，289：793 – 795.

Morris R J，Müller C B，Godfray H C J，2001. Field experiments testing for apparent competition between primary parasitoids mediated by secondary parasitoids. *Journ*. *An*. *Ecol*.，70：301 – 309.

Müller C B，Adriaanse I C T，Belshaw R，Godfray H C J，1999. The structure of an aphid-parasitoid community. *Journ. An. Ecol.*，68：346－370.

Müller C B，Godfray H C J，1997. Apparent competition between two aphid species. *Journ. An. Ecol.*，66：57－64.

Park T，1948. Experimental studies of interspeccific competition. Ⅰ. Competition between populations of the flour beetles，*Tribolium confusum* and *Tribolium castaneum*. *Ecol. Mongr.*，18：267－307.

Pope T，Croxson E，Pell J K，Godfray H C，Müller C B，2002. Apparent competition between two species of aphid via the fungal pathogen *Erynia neoaphidis* and its interaction with the aphid parasitoid *Aphidius ervi*. *Ecol. Ent.*，27（2）：196－203.

Ringel M，Godfray H C J，1999. Competition，apparent competition and coexistence of two aphid species. *Am. Nat.*，153：

Sakata H，1995. Density-dependent predation of the ant *Lasius niger*（Hymenoptera：Formicidae）on two attended aphids *Lachnus tropicalis* and *Myzocallis kuricola*（Homoptera：Aphididae）. *Res. Pop. Ecol.*，37（2）：159－164.

Settle W H，Ariawan H，Astuti E T，Cahyana W，Hakim A L，Hindayana D，Lestari A S，Pajarningsih，1996. Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. *Ecology*，77：1 975－1 988.

Settle W H，Wilson L T，1990. Invasion by the variegated leafhopper and biotic interactions：parasitism，competition，and apparent competition. *Ecology*，71（4）：1 461－1 470.

van Nouhuys S，Hanski I，2000. Apparent competition between parasitoids mediated by a shared hyperparasitoid. *Ecol. Let.*，3：82－84.

Wilson H B，Hassell M P，Godfray H C J，1996. Host-parasitoid food webs：Dynamics，persistence，and invasion. *Am. Nat.*，148（5）：787－806.